AMÉLIORATION DE LA RÉSISTANCE AUX VIRUS CHEZ LA POMME DE TERRE

par P. PERENNEC*

RÉSUMÉ. — La production de plants sains dans les zones favorables demeure aujourd'hui la seule méthode efficace pour lutter contre les maladies à virus de la Pomme de terre et limiter leur extension. L'amélioration de la résistance variétale peut permettre de réduire les fortes contraintes matérielles d'une telle production.

Il existe chez la Pomme de terre cultivée et les nombreuses espèces tubérifères qui lui sont apparentées trois formes de résistance aux viroses : l'hypersensibilité, la résistance extrême et la résistance à l'infection.

La résistance extrême [redacted] distingue de l'hypersensibilité par une absence de réaction tissulaire visible à la suite d'une inoculation virale par voie mécanique, ou par greffage et une moindre spécificité à l'égard des pathotypes. La résistance à l'infection exprime le degré de réceptivité d'une variété à une contamination virale. Elle se traduit si on cultive des variétés dans un milieu où les contaminations sont importantes, par un pourcentage plus ou moins élevé de plantes virosées dans les descendances clonales successives de chacune des variétés à l'étude : quelques unités pour cent pour les plus résistantes à 100 % pour les très sensibles.

Ces formes de résistance ont été utilisées dans l'amélioration de la Pomme de terre avec plus ou moins de succès, selon les virus et les sources de résistance disponibles. Des résistances extrêmes [redacted] virus X à partir de *S. acaule* et *S. andigenum* et aux virus Y et A à partir de *S. stoloniferum* ont été introduites dans des variétés cultivées. Malgré certaines difficultés de sélection, des progrès notables ont été obtenus dans l'amélioration de la résistance à l'infection aux virus Y et de l'enroulement.

SUMMARY. — Healthy seed tuber production in areas with favourable climatic conditions is, today, the best method to control and prevent the spreading of potato virus diseases. Breeding varieties with an improved resistance to viruses would make easier the seed production scheme.

Three types of resistance can be distinguished in the potato and its numerous related tuber bearing species *Solanum* : hypersensitivity, extreme resistance or immunity and infection resistance.

* INRA - Station d'Amélioration de la Pomme de terre et des Plantes à bulbes, B.P. 5, 29207 Landerneau.

Extreme resistance differs from hypersensitivity by the absence of necrotic tissue reaction after grafting or mechanical transmission of the virus and by a less specificity to the pathotyps.

Infection resistance expresses the degree of receptivity of a variety against infection in the field. When healthy tubers of different varieties are planted in areas with [redacted] high level of contamination, the proportion of infected hills in the tuber progeny is more or less important : a small percentage for the most resistant to 100 % for the most susceptible ones.

These three types of resistance have already been used in breeding, with more or less success, depending upon the virus and the available sources of resistance. Extreme resistance to potato virus X from *S. acaule* and *S. andigenum*, as well as to potato viruses Y and A from *S. stoloniferum* has been introduced in new commercial varieties.

Breeding for infection resistance to potato viruses Y and leafroll has brought noteworthy improvement, in spite of difficulties in testing this character.

INTRODUCTION

Les maladies à virus sont extrêmement dommageables aux cultures de pommes de terre. Selon REESTMAN (1970), les symptômes graves provoqués par les virus Y, A et de l'enroulement, entraînent en moyenne une réduction de rendement de l'ordre de 50 %. Celle-ci peut d'ailleurs être notablement plus forte chez les variétés sensibles.

Il n'existe pas de méthodes de lutte directe, préventives ou curatives, contre les viroses qui soient applicables dans la pratique courante. Le seul moyen de les combattre et de limiter leur extension, est de produire un matériel sain et de le multiplier pendant cinq à dix années dans des régions dites favorables (c'est-à-dire défavorables à la pullulation des pucerons agents vecteurs des principaux virus de la pomme de terre) pour obtenir des plants qui seront utilisés pour l'emblavement des cultures de pommes de terre.

Cette production de plants, qui fait appel à des techniques de laboratoire assez élaborées pour la détection des viroses, est très exigeante en main d'œuvre et en personnel de surveillance. Elle est donc coûteuse et souvent aléatoire, car des accidents sanitaires sont toujours à craindre en particulier à la suite de conditions climatiques exceptionnelles. Les accidents sont d'autant plus fréquents que la région de production a une situation plus continentale, mais ils peuvent aussi se manifester dans les zones maritimes au climat plus favorable. Ainsi en France, en 1970 et surtout en 1976, la propagation des viroses a été assez importante pour compromettre pendant plusieurs années la production de plants de qualité de certaines de nos meilleures variétés de pommes de terre.

L'amélioration de la résistance aux virus de nos variétés cultivées doit permettre de réduire les fortes contraintes et le coût d'une telle production [illegible] ouvrant la possibilité d'obtenir des plants de bonne valeur sanitaire dans des zones considérées aujourd'hui comme peu favorables, en allégeant les travaux d'épuration et d'inspection dans les cultures de plants, en limitant les risques

d'accidents sanitaires et en diminuant les besoins annuels en plants par un renouvellement moins fréquent de ceux-ci en culture. Ceci explique l'importance des travaux réalisés dans les stations de sélection pour atteindre cet objectif, en particulier dans les pays européens les plus continentaux, comme par exemple l'Allemagne et la Pologne où les possibilités d'une bonne sélection sanitaire sont limitées.

I. — LES FORMES DE RÉSISTANCE

Il existe chez la pomme de terre cultivée et chez les nombreuses espèces tubérifères qui lui sont apparentées, plusieurs formes de résistance aux différents virus susceptibles de la contaminer.

Dans l'hypersensibilité, le virus peut pénétrer dans la plante et se multiplier pendant un certain temps, mais très tôt les cellules-hôtes se nécrosent et la multiplication du virus s'arrête. Sur les feuilles contaminées mécaniquement par frottement, il se forme des taches nécrotiques autour desquelles le virus reste localisé pendant un certain temps. Le greffage d'une plante sensible porteuse du virus sur une plante hypersensible entraîne chez cette dernière la nécrose du sommet végétatif, et dans certains cas une nécrose généralisée suivie de la mort prématurée de la plante. Sous les conditions naturelles de contamination, les variétés hypersensibles ne sont jamais contaminées par le virus, l'hypersensibilité leur conférant ainsi une «immunité pratique» au champ. Ce caractère est sous le contrôle d'un petit nombre de gènes dominants, chaque gène étant efficace contre seulement certains pathotypes du virus.

La «résistance extrême» désignée parfois par «immunité» se distingue de l'hypersensibilité par l'absence de toute réaction tissulaire quand le virus est inoculé aux plantes par voie mécanique ou par greffage et dans ces conditions il est rarement possible, du moins avec les méthodes habituelles de détection, de mettre en évidence la présence du virus dans les divers organes de la plante (feuillage, tubercules, racines). Cependant, le virus peut pénétrer dans la plante et y circuler. Ainsi si on greffe sur une plante porteuse du virus X, une plante à résistance extrême et sur cette dernière une plante sensible, le greffon terminal manifeste au bout de quelque temps des symptômes de virose (WETTER, 1961). Il semble aussi, du moins si on se réfère aux expériences de DELHEY (1974, 1975), qu'il puisse aussi se multiplier. Cet auteur a en effet montré que chez des plantes extrêmement résistantes au virus X, à qui le virus est inoculé par greffage, une petite multiplication virale peur intervenir dans certains organes de la plante et sous certaines conditions de température. En particulier, si les plantes sont cultivées à des températures basses inférieures à 20°, le virus peut être décelé dans les feuilles. Dans les tubercules, le virus n'est pas décelable à la récolte, mais il le devient après une conservation de plusieurs mois à 5° et peut même migrer dans les germes. Cette multiplication virale s'accompagne toujours, comme dans le cas de l'hypersensibilité, de la formation de taches nécrotiques localisées.

Le fait que l'expression de la résistance extrême, tout comme l'hypersensibilité, peut être modifiée par la température, laisse supposer que nous ne sommes pas en présence d'une véritable immunité, mais d'une forme d'hypersensibilité où la répression de la multiplication virale intervient très tôt.

La résistance à l'infection ou degré de «réceptivité» caractérise les différences variétales de comportement à l'égard d'une contamination naturelle par un virus. Elle se traduit selon les variétés par un pourcentage plus ou moins élevé de contaminations après une ou plusieurs années de culture dans un milieu favorable à la transmission des virus : quelques unités pour cent pour les variétés peu sensibles à 100 % pour les variétés très sensibles. Ceci est illustré par les résultats d'expériences qui sont réalisées annuellement à Landerneau pour tester la résistance des nouvelles variétés aux virus Y et de l'enroulement. Des tubercules sains de chaque variété à l'étude sont plantés chaque année au voisinage d'infecteurs constitués par des plantes contaminées : 1 rang de plantes saines alternant avec 1 rang de plantes virosées. A la récolte, 3 tubercules sont prélevés par plante et sont plantés l'année suivante au champ ou en serre afin de déterminer leur taux de contamination. Les tableaux 1 et 2 donnent les taux de contamination par le virus Y ou de l'enroulement observés dans la descendance clonale de quelques variétés caractéristiques après 1 an de culture à Landerneau.

Tableau 1. — Pourcentage de contamination par le virus Y dans la descendance clonale de variétés après un an de culture à Landerneau.

Année / Variétés	1979	1980	1981
Bintje	76	77	21
Climax	88	78	9
Ackersegen	34	37	21
Clivia	0	1	0
Maritta	0	0	0

Tableau 2. — Pourcentage de contamination par le virus de l'enroulement dans la descendance clonale de variétés après un an de culture à Landerneau.

Année / Variétés	1975	1976	1979	1980
Bintje	14	34	37	18
Sieglinde	49	94	74	47
Schwalbe	9	4	4	4
Pana	4	0	3	0

Les variétés *Bintje* et *Climax* sont très sensibles à la contamination par le virus Y, *Clivia* et *Maritta* sont peu sensibles. Il existe des différences du même

ordre en ce qui concerne le virus de l'enroulement : *Sieglinde* est très sensible, *Pana* résistante.

Cette forme de résistance, moins parfaite que l'hypersensibilité ou la résistance extrême, est intéressante car elle paraît être relativement stable à l'égard des pathotypes des virus, du moins en ce qui concerne ceux précités. Elle procède d'un mécanisme très complexe et très mal connu. Divers facteurs peuvent intervenir à différents niveaux pour déterminer une plus ou moins grande réceptivité des variétés à une contamination virale (inappétence des pucerons, quantité d'inoculum nécessaire à l'infection, vitesse de multiplication et de diffusion du virus dans la plante-hôte, rapidité de migration vers les tubercules-fils, etc.). Son hérédité est polygénique et sa sélection est difficile.

La dissémination de la majorité des virus chez la pomme de terre étant le fait de pucerons, l'obtention de formes résistantes aux vecteurs pourrait aussi constituer un moyen de limiter les contaminations virales.

ARENZ (1951) a montré que certaines variétés de pommes de terre se laissent plus ou moins facilement coloniser par *Myzus persicae*, mais n'a pu toujours établir de corrélation entre ce comportement et leur résistance aux virus, en particulier pour le virus Y.

Des études sur le comportement à l'égard des pucerons de diverses espèces tubérifères du genre *Solanum* ont été réalisées, surtout aux États-Unis (RADCLIFFE et al., 1981) Elles ont mis en évidence des différences importantes qui s'expliquent par des phénomènes d'antibiosis ou de caractères morphologiques très particuliers, comme la présence de poils glanduleux collant aux pattes des pucerons chez *S. berthaultii* et *S. polytrichon* (GIBSON, 1971, 1974). Malheureusement, de tels caractères, étant donné leurs difficultés d'appréciation, ne sont pas faciles à sélectionner.

II. – LEUR UTILISATION DANS L'AMÉLIORATION

Les formes de résistance décrites précédemment ont été utilisées avec plus ou moins de succès, selon les virus et les sources de résistance disponibles chez les diverses solanées tubérifères apparentées à la pomme de terre.

Ce sont l'hypersensibilité et la résistance extrême qui ont le plus souvent retenu l'attention des sélectionneurs. Ces deux formes de résistance parfaites, obéissant à la loi du tout ou rien, sont à hérédité simple et de sélection facile. Le tri des clones résistants dans la descendance d'un croisement peut se faire très tôt au stade semis. De jeunes plantules au stade 3 à 4 feuilles manifestent des symptômes visibles 2 à 3 semaines après une inoculation mécanique.

Une hypersensibilité à l'égard de certains pathotypes du virus X a été mise en évidence depuis déjà longtemps chez quelques variétés cultivées. Deux gènes dominants, N_x, N_b, confèrent chacun l'hypersensibilité à un groupe de pathotypes sur les quatre qu'il est possible de différencier avec ces 2 gènes (COCKERHAM, 1955). Il a été possible de les combiner sur une même variété, comme

par exemple la variété anglaise Craig's Defiance. Mais la spécificité de ce caractère à l'égard des pathotypes limite beaucoup l'intérêt d'une telle sélection.

Le problème se présente différemment en ce qui concerne le virus A. Un gène d'hypersensibilité dominant N_a, lié au gène N_x, est présent chez de nombreuses variétés cultivées, dont certaines très anciennes comme *Bintje*, et qui jusqu'ici ne semble pas avoir été surmonté par l'apparition de nouveaux pathotypes. Ceci explique l'importance donnée à ce caractère dans tout programme d'amélioration et dans le jugement des nouvelles variétés. En France, 43 variétés de pommes de terre sur la centaine inscrite au Catalogue des Espèces et Variétés cultivées sont hypersensibles à A, ce qui leur confère une immunité pratique au champ à ce virus.

La résistance extrême au virus X a été trouvée chez quelques clones de *Solanum andigenum* (COCKERHAM, 1958, 1970), espèce primitive cultivée dans les Andes et chez *S. acaule* (ROSS, 1954). Son hérédité est monogénique dominante (ROSS, 1954, COCKERHAM, 1958, 1970). Ces deux espèces ont été introduites dans des programmes d'amélioration et de nombreuses variétés, extrêmement résistantes à X, ont été obtenues et sont actuellement cultivées. 12 variétés possédant ce caractère figurent aujourd'hui au Catalogue Français. Cette forme de résistance a pendant très longtemps été considérée comme étant efficace contre l'ensemble des pathotypes du virus X. La découverte récente (FRIBOURG, 1977) en Bolivie d'un nouveau pathotype de X, capable de surmonter cette résistance extrême, pose à nouveau le problème de stabilité de cette forme de résistance.

Certains clones de *S. stoloniferum*, espèce sauvage originaire du Mexique, possèdent une résistance extrême au virus Y. Ce caractère est sous la dépendance d'un gène dominant qui confère à la fois la résistance à Y et à A. Un important travail est réalisé dans divers pays européens pour l'introduire dans le patrimoine de nos variétés cultivées. Des variétés extrêmement résistantes ont été obtenues et mises récemment en culture en Allemagne. En France, les travaux dans ce domaine sont déjà très avancés.

La résistance à l'infection ou «degré de réceptivité» est connue depuis déjà longtemps. Elle a été mise en évidence pour le virus Y chez quelques variétés cultivées et chez de nombreuses espèces tubérifères sauvages du genre *Solanum*. C'est actuellement la seule forme de résistance connue pour le virus de l'enroulement et certains clones de *S. acaule* et *S. demissum* possèdent ce caractère à un fort degré.

Étant donné la nature polygénique de ce type de résistance, les schémas de sélection pour maintenir ou élever son niveau, parfois insuffisant dans nos variétés cultivées, sont nécessairement plus complexes. Le problème se complique encore par la difficulté rencontrée dans la sélection de ce caractère. Actuellement, on ne sait faire ce travail que par la mise en place d'essais au champ, exigeant un grand nombre de plantes et la présence de plantes contaminées servant d'infecteurs. En raison de la grande variabilité du taux de pullulation des pucerons selon les années et les régions, ces essais doivent nécessairement être répétés dans l'espace et le temps et [redacted] fonction du taux de conta-

mination par les viroses, les résultats ne sont pas toujours faciles à interpréter.

Tableau 3. – Pourcentage de contamination par le virus Y dans la descendance clonale de variétés après un an de culture dans trois lieux différents (1981).

Variétés \ Lieux	Landerneau	Rennes	Versailles
Bintje	21	59	92
Ackersegen	21	92	96
Dani	2	16	95
Clivia	0	18	92
Maritta	0	0	75
Pentland Crown	0	67	89

Ceci ressort des résultats d'essais de ce type réalisés dans trois lieux différents : Landerneau, Rennes et Versailles (Tabl. 3). Si le taux de contamination est élevé, comme cela est le cas à Versailles en 1981, les différences de sensibilité entre variétés n'apparaissent plus. Il en est de même si ce taux est trop faible. La meilleure discrimination est obtenue quand le taux de contamination n'est ni trop faible ni trop fort, comme cela est le cas à Rennes.

Dans de telles conditions, il est compréhensible que les progrès à attendre de la sélection pour ce caractère de résistance ont été et seront toujours très lents et peu spectaculaires. L'étude des mécanismes de cette résistance, non seulement pour les connaître, mais aussi avec l'objectif de faire déboucher cette connaissance sur des tests simples ou critères de sélection, serait d'un grand secours pour permettre au sélectionneur de progresser plus rapidement.

CONCLUSION

L'amélioration de la résistance aux virus chez la pomme de terre est un travail de longue haleine. Des progrès sensibles ont été obtenus et les perspectives sont loin d'être épuisées. Les résultats les plus probants ont été obtenus dans les pays européens les plus continentaux, là où le problème des virus se pose avec le plus d'acuité. Aujourd'hui, leur assortiment variétal est nettement plus résistant que celui des pays plus maritimes comme la France et les Pays-Bas. Il est dommage que la qualité ne soit pas toujours en rapport avec le niveau de résistance.

Il est certain que la seule amélioration de la résistance variétale ne pourra jamais, à elle seule, résoudre le problème des maladies à virus chez la pomme de terre dont le spectre est très large. Mais elle peut, en combinaison avec d'autres méthodes, contribuer très fortement à limiter leur extension et à réduire l'importance de leurs dégâts dans les cultures.

BIBLIOGRAPHIE

ARENZ B., 1951 — Der Einfluss verschiedener Faktoren auf die Resistenz der Kartoffel gegen die Pfirsichblattlaus. *Z. Pflanzenbau Pflanzenschutz*, 2 : 49-62.

ARENZ B., 1951 — Weitere Ergebnisse über die Resistenz der Kartoffel gegen die Pfirsichblattlaus. *Z. Pflanzenbau Pflanzenschutz*, 2 : 63-67.

COCKERHAM G., 1955 — Strains of potato virus X. Proc. 2nd Conf. Potato Virus Dir. Lisse Wageningen 1954 : 89-92.

COCKERHAM G., 1958 — Experimental breeding in relation to virus resistance. Proc. 3rd Conf. Potato Virus Dir. Lisse Wageningen 1957 : 199-203.

COCKERHAM G., 1970 — Genetical studies on resistance to potato viruses X and Y. *Heredity* 25 : 309-348.

DELHEY R., 1974 — Zur Natur der extremen Virusresistenz bei der Kartoffel. I. Das X Virus. *Phytopath. Z.*, 80 : 97-119.

DELHEY R., 1975 — Zur Natur der extremen Virusresistenz bei der Kartoffel. II. Das Y. Virus. *Phytopath. Z.*, 82 : 163-175.

FRIBOURG C.E., 1977 — Rep. of the Planning Conf. on development in the control of potato virus diseases. Lima Peru 1977 : 153-164.

GIBSON R.W., 1971 — Glandular hairs providing resistance to aphids in certain wild potato species. *Ann. Appl. Biol.*, 68 : 113-119.

GIBSON R.W., 1974 — Aphid trapping glandular hairs on hybrids of *Solanum tuberosum* and *S. berthaultii*. *Potato Res.*, 17 : 152-154.

RADCLIFFE E.B., LAUER F.I., LEE M.H., ROBINSON P.D., 1981 — Evaluation of the United States Potato collection for resistance to green peach aphid and potato aphid. *Minn. Agri. Exp. Sta. Tech.*, Bull. 331 : 41 p.

REESTMAN A.J., 1970 — Importance of the degree of virus infection for the production of ware potatoes. *Potato Res.*, 13 : 248-268.

ROSS H., 1954 — Die Vererbung der Immunität gegen das X. Virus in tetraploidem *S. acaule*. *Caryologia*, 6, Suppl. : 1128-1132.

ROSS H., 1958 — Virusresistenzzüchtung an der Kartoffel. *Eur. Potato J.*, 1 Heft 4 : 1-19.

ROSS H., 1961 — Uber die Vererbung von Eigenschaften für Resistenz gegen das Y und A Virus in *Solanum stoloniferum* und die mögliche Bedeutung für eine allgemeine Genetik der Virusresistenz in *Solanum* Sect. *Tuberarium*. Proc. 4th. Conf. Virus Diseases, Braunschweig 1960 : 40-48.

WETTER C., 1961 — Uber die X Virus Immunität der Kartoffelsorte Saphir. *Phytopath. Z.*, 41 : 205-270.